

Etude de l'ultrastructure de la paroi des foraminifères porcelanés actuels

THESE

présentée à la Faculté des sciences de
l'Université de Genève pour obtenir le
grade de docteur es sciences géologiques
et minéralogiques

par

Jean-Michel VERY

de Saint-Etienne(France)

THESE N° 1543

Texte condensé de la thèse N°1543 approuvée par la faculté
des sciences. Des copies en microfilms du texte complet
peuvent être obtenues auprès de la Bibliothèque publique
et universitaire de Genève. Le texte complet peut être
consulté à cette Bibliothèque ou à la Bibliothèque
nationale suisse à Berne.

GENEVE
Offset Ecole de physique

1970
—

Etude de l'ultrastructure de la paroi des foraminifères porcelanés actuels

THESE

présentée à la Faculté des sciences de
l'Université de Genève pour obtenir le
grade de docteur ès sciences géologiques
et minéralogiques

par

Jean-Michel VERY

de Saint-Etienne(France)

THESE N° 1543

Texte condensé de la thèse N°1543 approuvée par la faculté
des sciences. Des copies en microfilms du texte complet
peuvent être obtenues auprès de la Bibliothèque publique
et universitaire de Genève. Le texte complet peut être
consulté à cette Bibliothèque ou à la Bibliothèque
nationale suisse à Berne.

GENEVE

Offset Ecole de physique

1970

La faculté des sciences, sur le préavis du professeur
P. BRÖNNIMANN, directeur de thèse et d'une commission
composée des professeurs M. VUAGNAT, M. FISCHBERG, et
C.A. BAUD (Faculté de Médecine), autorise l'impression
de la présente thèse, sans exprimer d'opinion sur les
propositions qui y sont énoncées.

Genève, le 20 novembre 1970

Le Doyen: Marc VUAGNAT

Thèse N° 1543

REMERCIEMENTS:

Je n'aurais pu effectuer ce travail de manière isolée, sans conseils, suggestions, échanges d'idées, collaboration avec des chercheurs de domaines différents et sans accès à d'autres laboratoires suisses ou français. Aussi je dois remercier:

M.C.A. BAUD: Professeur, Ecole de Médecine, Université de Genève.

M.R. CIFELLI: Curator, Smithsonian Institution, Washington.

M.E.T. DEGENS: Senior Scientist, Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Massachusetts.

M.J. FLANDRIN: Professeur, Département des Sciences de la Terre, Université de Lyon.

M.Ch. HEMLEBEN: Docteur, Institut de Géologie et de Paléontologie, Université de Tübingen.

M.Ed. KELLENBERGER: Professeur, Institut de Biologie Moléculaire, Université de Genève.

M.J. LE CAMPION: Station Marine d'Endoume, Marseille.

Mme F. MAGNEZ: Assistante, Département des Sciences de la Terre, Université de Dijon.

M.J.-L. MARTIN: Technicien, Laboratoire de Physiologie Végétale, Université de Genève.

M.H.U. NISSEN: Docteur, Institut de Physique Appliquée, E.T.H., Zürich.

M.R. OLIVIER: Assistant, Laboratoire de Géophysique et Centre Cantonal d'Informatique, Genève.

M.J.M. PERES: Directeur de la Station Marine d'Endoume, Marseille.

M.B. PORTHAULT: Ingénieur détaché à la Société des Pétroles d'Aquitaine, Département des Sciences de la Terre, Université de Lyon.

M.L. PUSZTAZERI: Département de Minéralogie et de Géophysique, Université de Genève.

M.P. RAT: Professeur, Département des Sciences de la Terre, Université de Dijon.

Melle J. SECHAUD: Chef de Travaux, Centre de Microscopie Electronique, Université de Genève.

Mme R. TODD: United States National Museum, Washington.

M.M. VUAGNAT: Doyen, Département de Minéralogie et de Géophysique, Université de Genève.

M.P. VUAGNAT: Chargé de cours, Laboratoire de Statistique Mathématique, Université de Genève.

M.R. WESSICKEN: Assistant, Institut de Physique Appliquée, E.T.H., Zürich.

MATÉRIEL:

Une partie provenant de la collection privée du Professeur BRÖNNIMANN, des collections du British Museum National History et du British Natural History Museum. L'autre partie, la plus importante, a été récoltée en Méditerranée par l'auteur. Provenance du matériel:

INTRODUCTION:

En automne 1967, le professeur BRÖNNIMANN a bien voulu prendre la direction de ce travail de thèse. Il était intéressant d'étudier l'ultrastructure du test d'un groupe de foraminifères calcaires représentés par la super-famille des Miliolacea. Deux directions principales de recherche étaient retenues:

1- Comparer surtout à l'aide de la microscopie électronique et à des fins taxinomiques, des individus de ce groupe de foraminifères.

2- Etudier la modification de l'ultrastructure du test au cours du temps, à l'échelle géologique.

L'intérêt de ce dernier point était renforcé par la signification stratigraphique éventuelle de ces modifications et la possibilité de confirmer ou d'infirmer l'appartenance aux Miliolacea de formes ou de groupes de foraminifères de position systématique incertaine.

Cependant, le manque de connaissance des formes actuelles et l'attrait que suscite l'étude des mécanismes de biominéralisation ont restreint le sujet de ce travail aux individus actuels seuls.

MATERIEL:

Une partie provient de la collection privée du Professeur BRÖNNIMANN, des collections du United States National Museum et du British National Museum. L'autre partie, la plus importante, a été récoltée en Méditerranée par l'auteur.

Provenance du matériel:

Genre	Espèce	Lieu de prélèvement	Profondeur
<u>Peneroplis</u>	<u>pertusus</u>	-Atlantique, Floride	12m
		-Méditerranée, Provence	0.5m-1m
<u>Peneroplis</u>	<u>planatus</u>	-Atlantique, Floride	12m
		-Atlantique, Cuba	plage
		-Méditerranée, Lybie	plage
<u>Peneroplis</u>	<u>proteus</u>	-Atlantique, Floride	12m
		-Atlantique, Cuba	plage
<u>Archaias</u>	<u>angulatus</u>	-Atlantique, Cuba	plage
<u>Sorites</u>	sp.	-Atlantique, Cuba	plage
<u>Keramosphaera</u>	<u>murrayi</u>	-Expédition, Challenger, Station 157	3627m
<u>Quinqueloculina</u>	<u>seminulum</u>	-Mer des Antilles Trinidad	0m-3.65m
		-Atlantique, Baie d'Onslow	37m
		-Atlantique, Newport	
		-Mer Adriatique, Ravenna	
<u>Quinqueloculina</u>	<u>subpoyeana</u>	-Atlantique, Floride	29m
		-Atlantique, Baie d'Onslow	72m
<u>Quinqueloculina</u>	<u>cuvieriana</u>	-Atlantique, Baie d'Onslow	28m
<u>Siphonaperta</u>	sp.	-Méditerranée, Provence	0.3m-1m
<u>Spiroloculina</u>	sp.	-Méditerranée, Provence	0.3m-1m

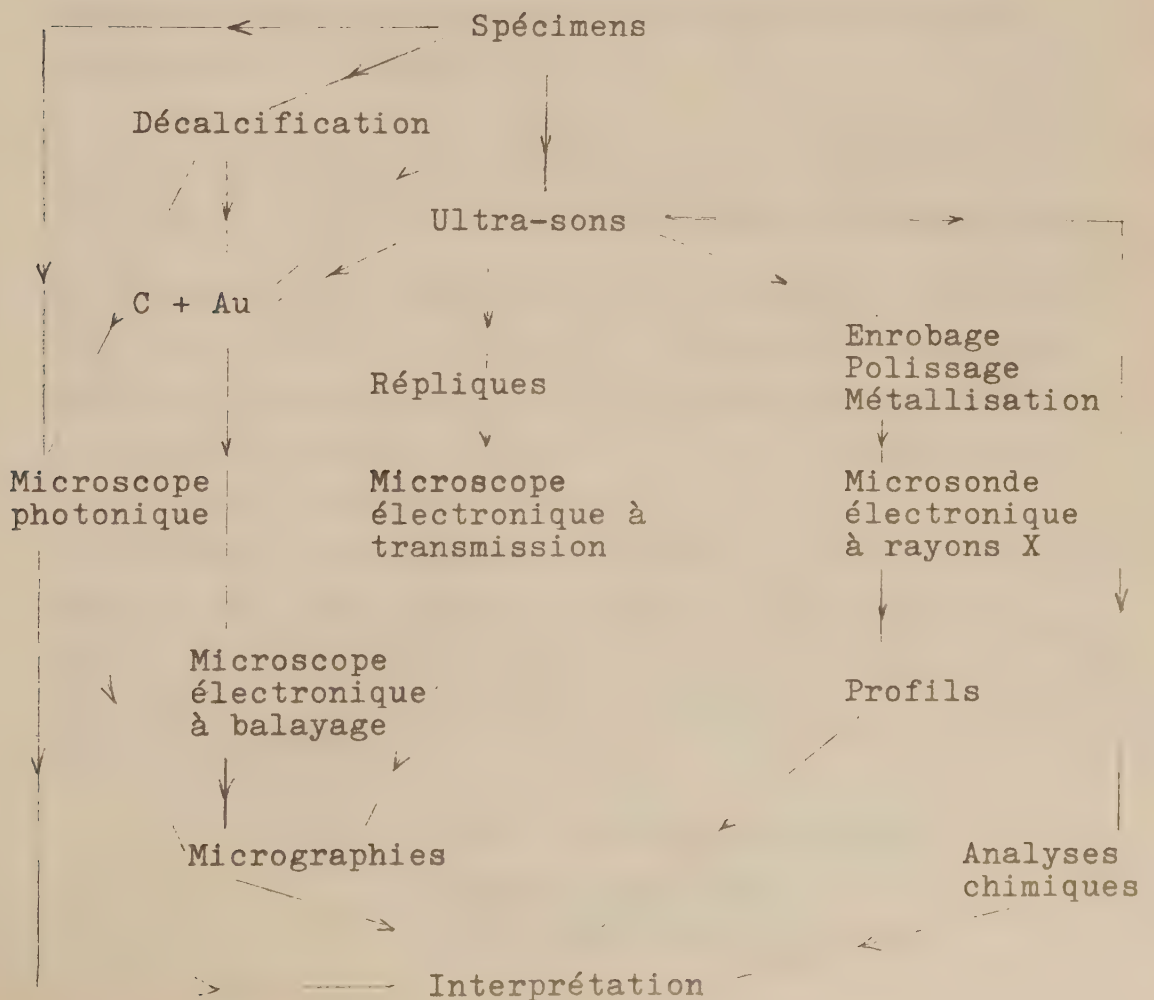
METHODES:

La plus part des individus provenant de Méditerranée ont été recoltés vivants de façon à obtenir des tests peu altérés. Pour toutes les opérations nécessitant une grande propreté du test, un nettoyage aux ultra-sons a été effectué.

Les modes d'investigation sont:

- 1- Le microscope photonique
- 2- Le microscope électronique à balayage
- 3- Le microscope électronique à transmission
- 4- La microsonde électronique à rayons X
- 5- Méthodes chimiques: a) Analyses sommaires à la touche
b) Analyse par spectrométrie de flammes (absorbction).

Organigramme des modes d'investigation:



MORPHOLOGIE:

a- Individus non décalcifiés:

1- Microscope photonique:

En lumière réfléchie tous les individus présentent l'aspect brillant porcelané caractéristique de ce groupe de foraminifères. Cependant, chez Siphonaperta sp. et certains individus de Spiroloculina sp., l'agglutination, c'est à dire l'incorporation de minéraux étrangers dans le test, rend cet aspect légèrement mat.

En lumière transmise, tous les individus présentent également la teinte brune ambrée caractéristique du groupe. Chez les spécimens agglutinants, cette teinte reste présente et n'est modifiée que par la teinte propre des minéraux étrangers. Ces minéraux sont représentés par le quartz, le plus fréquent, les micas, les grenats et l'amphibole.

Le microscope polarisant permet de distinguer d'éventuelles orientations optiques dans les cristaux du test.

Des cristaux optiquement orientés entourent la ou les ouvertures de la face orale des foraminifères examinés. Les teintes de polarisation peuvent atteindre le jaune du premier ordre et n'_p ou n'_g occupe plus ou moins une position radiale.

L'absence ou la présence d'orientation optique sur le reste de la paroi permet de définir deux groupes. Seuls les cristaux secrétés sont pris en considération. Les minéraux étrangers peuvent avoir des orientations optiques quelconques.

1° groupe: sans orientation optique

Peneroplis proteus

Archaias angulatus

Sorites sp.

Quinqueloculina seminulum

Quinqueloculina cuvieriana

Spiroloculina sp.

Siphonaperta sp.

2° groupe:avec orientation optique

Peneroplis pertusus

Peneroplis planatus

Quinqueloculina subpoyeana montre une orientation assez faible sur les côtes.La position de l'axe optique n'a pas été déterminée.

Peneroplis pertusus et Peneroplis planatus montrent une orientation optique plus nette.La trace de l'axe optique est soit perpendiculaire soit parallèle aux stries du test.Elle n'est jamais oblique.

La valeur du retard,établie au moyen du compensateur de BEREK,peut atteindre 109.3 mμ.

La rareté des individus de Keramosphaera murrayi interdit l'emploi de méthodes destructives.Aussi des lames minces n'ont pu être effectuées pour connaître les caractéristiques optiques de la paroi.

Tous les spécimens examinés permettent de conclure que l'orientation optique est en rapport avec la morphologie du test,qu'il s'agisse de l'ornementation du test, ou des ouvertures.Il n'y a pas de différences entre les individus de même espèce mais de provenances diverses.

2-Microscope électronique à balayage:

Le microscope électronique à balayage permet d'observer des surfaces externes,internes et des fractures dans la paroi.La préparation des individus à examiner est rapide. Un film d'or ou plusieurs films de carbone et d'or sont

évaporés sous vide et sur les échantillons (PFEFFERKORN et BLASCHKE, 1968 - PFERFFERKORN, DESLER et BLASCHKE, 1968 - BOYDE, 1968).

- Surface externe du test:

Sur les individus récoltés vivants et non nettoyés aux ultra-sons, la surface externe a un aspect lisse, homogène. Seuls sont visibles des coccolithes et des frustules de diatomées posées sur la surface du test ou plus ou moins enfouies (VERY et BRÖNNIMANN, 1969).

Chez les spécimens récoltés morts ou vivants, nettoyés aux ultra-sons pendant 2mn à 22KH, deux types d'ultra-structure sont observés.

Type 1:

La surface externe du test présente des faces sub-rectangulaires de cristaux, longs de 1μ et larges de $800\text{\AA}$ environ. Ceux-ci sont juxtaposés et rappellent la disposition en tuiles de toit (TOWE et CIFELLI, 1967).

Type 2:

La surface externe du test présente des cristaux aciculaires enchevêtrés.

Les types 1 et 2 ne sont pas exclusifs sur un même individu, mais tous les individus d'une même espèce possèdent les mêmes caractères ultrastructuraux.

L'agglutination ne modifie pas la disposition des cristaux secrétés. Cependant les individus agglutinants examinés ont tous une ultrastructure du type 2.

L'ultrastructure de la paroi de tous les spécimens étudiés montrent une dépendance spécifique et une indépendance du milieu de vie.

La proximité de l'ouverture ou la face septale se rattache toujours au type 2.

Sur le reste du test l'ultrastructure rencontrée est la suivante:

Type 1: Quinqueloculina seminulum
Quinqueloculina cuvieriana

Type 2: Keramosphaera murrayi, lorsque le test est fortement plissé les cristaux sont généralement parallèles à l'axe de plissement.

Quinqueloculina subpoyeana

Sorites sp.

Siphonaperta sp.

Spiroloculina sp.

Type 1 et 2:

Peneroplis pertusus

Peneroplis planatus

Peneroplis proteus

Archaias angulatus

Peneroplis pertusus et Peneroplis planatus ont une ultra-structure du type 2 dans les sillons et du type 1 entre les sillons.

Chez Peneroplis proteus et Archais angulatus l'ultra-structure est du type 2 à proximité des pseudopores et du type 1 loin des pseudopores.

-Surface interne du test:

α Fragments cassés d'individus récoltés vivants et non nettoyés aux ultra-sons:

Les micrographies montrent une substance d'aspect amorphe analogue à celle rencontrée sur la surface externe. De nombreuses frustules de diatomées sont posées ou noyées dans cette substance.

β Fragments cassés d'individus récoltés vivants et nettoyés aux ultra-sons et fragments d'individus morts:

Quelques traces de substance amorphe et des frustules de diatomées sont visibles. Les cristaux aciculaires du test sont discernables. Ils sont enchevêtrés mais la plupart d'entre eux sont plus ou moins parallèles à la surface interne du test. Ils ne sont pas abondants; ceci rend leur mesure possible. Les dimensions sont variables suivant les genres, les espèces, les individus d'une même espèce et le stade ontogénétique d'un individu. Cependant, ces variations sont faibles et la longueur des cristaux aciculaires reste voisine de 1 μ. La section des cristaux est losangique chez Peneroplis, Sorites et Quinqueloculina.

Le côté du losange vaut environ 800 Å. Chez Archaias, Siphonaperta et Spiroloculina la section est un parallélogramme.

L'aspect des micrographies représentant la surface interne varie peu suivant les individus, les genres, les espèces et les lieux de prélèvement. Il n'est pas possible de dire si ces différences sont significatives.

- Fractures dans la paroi:

Une fracture dans la paroi met en évidence trois régions: Une région centrale, une région externe et une région interne. Elles se distinguent principalement par la disposition, la densité des cristaux et la présence de matière organique. Les épaisseurs de ces différentes régions sont très variables, sur les mêmes espèces et sur les divers stades ontogénétiques d'un individu. Les dimensions de la région externe sont comprises entre 0.4 μ et 1.6 μ , celles de la région interne entre 0.4 μ et 0.8 μ et celles de la région centrale entre 5 μ et 50 μ . Il n'y a pas de relation linéaire entre ces trois grandeurs. Le passage d'une région à l'autre peut être plus ou moins continu et la séparation devient arbitraire. Il n'est jamais possible d'observer un espace parallèle à la surface du test et situé entre deux régions consécutives, dans lequel tout cristal serait absent. Cette continuité entre les trois régions empêche de qualifier le test des individus examinés de lamellaire.

L'intérêt des fractures réside dans l'observation des cristaux de la région centrale du test. Lorsque la paroi présente une forte courbure les cristaux s'orientent parallèlement à l'axe de la courbure. Ailleurs, les cristaux ne sont pas disposés suivant un ordre apparent. Les pseudopores peuvent pénétrer dans la région centrale du test. Au voisinage de ces pseudopores, les cristaux tendent à se disposer perpendiculairement à la surface du test. Les cristaux aciculaires dans ces trois régions ont des dimensions semblables. Cependant, la précision

des mesures ne permet pas l'établissement de corrélation entre la longueur des prismes de calcite et les dimensions de la section de ces prismes.

Les minéraux agglutinés, présents chez certains individus de Spiroloculina sp., sont plus abondants près de la surface externe qu'à l'intérieur de la paroi.

Chez Siphonaperta sp., il y a toujours agglutination. Les minéraux agglutinés sont dispersés sur toute l'épaisseur de la paroi. Leurs dimensions varient entre 5 μ et 75 μ . Chez ces deux genres, il est très difficile de différencier les trois régions.

3- Microscope électronique à transmission:

Les répliques simples permettent l'observation de structures, sur la surface externe du test, non discernables au microscope électronique à balayage.

Les répliques doubles s'appliquent à l'examen de sections dans la paroi. Cependant, les micrographies obtenues sont difficilement interprétables. Sur la surface externe, entre les cristaux aciculaires, il est possible de mettre en évidence une substance non cristalline. Celle-ci est attribuée à la matrice de calcification. Sur l'animal vivant, cette substance doit être en continuité avec la matière organique qui recouvre les surfaces externes et internes apparaissant homogènes au microscope électronique à balayage. Le nettoyage aux ultra-sons n'a épargné que la matière organique retenue entre les cristaux. Sur la surface externe de Peneroplis planatus s'observent de fines structures interprétées comme rhomboèdres calcitiques.

b- Individus décalcifiés:

L'acide chlorhydrique ou l'acide acétique dilué permet d'éliminer rapidement la calcite du test.

Dans ce cas, des bulles déchirent la matière organique et dispersent les fragments.

Pour éviter cet inconvénient, les individus sont immergés pendant une semaine dans une solution de dichloro-s-triazines, PROCION M-2B (GOLAND et ENGEL, 1963): Des liaisons chimiques s'établissent et fixent la matière organique. Puis, après lavage à l'eau distillée, les spécimens sont placés dans une solution d'Ethylène Diamine TetraAcétate de sodium, COMPLEXON III, à pH voisin de la neutralité. Le calcium est complexé et la déminéralisation s'effectue lentement (BRAIN, 1966). Sous la loupe binoculaire, le contrôle de la déminéralisation est facilité, car le PROCION M-2B colore la matière organique en rouge. Cette matière organique est présente de part et d'autre des surfaces externes et internes du test et également dans la région centrale. La paroi apparaît donc comme une substance organique à l'intérieur de laquelle il y a eu minéralisation. Ceci est d'ailleurs en accord avec les observations biologiques d'ARNOLD (1964) à propos de Spiroloculina hyalina. Après rinçage à l'eau distillée, les spécimens entiers ou fragmentés sont examinés au microscope électronique à balayage. Sur les micrographies, la matière organique se présente sous forme de feuillets. Entre ces feuillets, des cavités en forme d'arche peuvent s'intercaler. Près de la surface interne, s'observent des cavités tubulaires. Sur la surface interne, des frustules de diatomées sont apparentes, (VERY, 1970). La surface externe montre de fines structures rhomboédriques.

COMPOSITION CHIMIQUE DU TEST:

La nature calcitique de la partie inorganique du test est admise dans ce travail.

a- Présence de fer:

La méthode de PERLS au ferrocyanure de potassium permet de mettre en évidence la présence de fer dans la partie organique du test de tous les spécimens à l'exception de Peneroplis planatus des sables de plage de Lybie

et Peneroplis proteus prélevé sur les rives de la Camarioca à Cuba. Le thiocyanate de potassium confirme les résultats obtenus par la méthode de PERLS.

b- Présence de magnésium:

Des analyses effectuées par M. PUSZTAZERI au spectrophotomètre de flammes (absorption), indiquent une concentration de Mg de 3.4% chez 60 spécimens prélevés en Méditerranée.

c- Microsonde électronique à rayons X:

Les spécimens soumis à l'investigation sont:

Peneroplis pertusus, prélevé en Méditerranée

Sorites sp., prélevé en Méditerranée

Quinqueloculina seminulum, prélevé dans la Mer des Antilles.

Toutes les analyses sont semi-quantitatives. Des traversées effectuées à différents stades ontogénétiques dans chaque individu montrent que les variations de concentration de Mg accompagnent toujours les variations de concentration du Ca. Le fer n'atteint pas la limite de détection chez Quinqueloculina seminulum, mais chez Sorites sp. et Peneroplis pertusus la concentration du fer ne semble pas dépendre de celle du calcium. Ceci suggère qu'il se trouve sous forme de complexes avec la matière organique. Pour le magnésium au contraire, une substitution partielle du calcium par le magnésium est plus vraisemblable.

CONCLUSION: Une hypothèse de calcification

L'ensemble des observations faites au cours de ce travail conduit à l'élaboration d'une hypothèse de calcification. Ce modèle est établi à partir de Peneroplis pertusus puis est étendu de telle façon qu'il tienne compte des particularités des différents genres et espèces examinés.

- Stade 1:

Lors de la formation d'une loge, la partie organique de la paroi est élaborée en premier lieu. Cette partie organique de nature feuilletée possède déjà la morphologie externe de la future loge (ARNOLD, 1964). Les détails de cette morphologie sont en relation avec l'ultrastructure interne compliquée de la matière organique.

- Stade 2:

Lorsque l'ultrastructure de la partie organique du test est achevée, vient la phase de minéralisation. L'essentiel de la partie minérale du test est composé de cristaux aciculaires. La solution minéralisante parvient d'abord aux feuillets de matière organique de la face interne, puis gagne progressivement les régions plus externes du test.

Une étude statistique effectuée sur des parois minéralisées montre que les cristaux sont répartis d'une manière trop homogène dans la partie centrale du test pour être disposés au hasard (OLIVIER, VERY et VUAGNAT, 1970). Ainsi, les positions des cristaux doivent être prédéterminées dans la matrice organique et la minéralisation doit s'effectuer à l'intérieur de cavités dans cette matrice. TOWE (1970) et HÖHLING (1970) ont étudié la minéralisation dans de telles cavités. Il n'est pas encore possible à propos de la formation des cristaux aciculaires de trancher entre deux théories:

1- Epitaxie dans un compartiment

2- Nucléation le long d'une chaîne d'acides aminés.

Les rhomboèdres calcitiques observés chez Peneroplis planatus en microscopie électronique à transmission pourraient correspondre à un stade initial de l'élaboration des cristaux aciculaires. Dans ce cas, il faut admettre un arrêt prématuré de croissance, sur la surface externe et l'impossibilité, pour certains rhomboèdres, d'être incorporés à un cristal aciculaire ou de former un tel cristal.

Les frustules de diatomées rencontrées dans la partie or-

ganique de la région interne du test ne commencent à s'accumuler que lorsque la loge devient fonctionnelle et que le foraminifère se nourrit.

- Origine, rôle et signification des principaux éléments inorganiques du test:

Les cristaux aciculaires qui constituent la presque totalité de la partie inorganique du test sont formés de calcite secrétée. Le mécanisme permettant la mobilisation des ions Ca^{++} et CO_3^{--} n'est pas connu chez les foraminifères porcelanés. Il semble toutefois que ce mécanisme soit un mode particulier d'un processus plus général de la calcification chez les êtres vivants. Ce processus fait intervenir l'association des ions calcium avec des groupements organiques comme le groupe COO de l'acide aspartique et l'élaboration grâce à l'oxygène disponible d'un polyèdre de coordination Ca^{++}O_6 (MATHEJA et DEGENS, 1968).

Cette mobilisation doit se faire dans la région interne du foraminifère. Il est toutefois difficile d'expliquer pourquoi ne débute pas dans cette région une croissance épitactique. Il faut admettre un contrôle du foraminifère sur certains facteurs comme la pression, la teneur en CO_2 , la perméabilité de la matière organique en tant que membrane au sens physico-chimique du terme. Ce contrôle doit aussi neutraliser l'influence des facteurs abiotiques.

Le magnésium est un élément dont l'abondance caractérise les foraminifères porcelanés. Il se trouve en proportion interdisant la formation de dolomite.

Le plomb n'a pu être analysé au cours de ce travail. Aussi l'hypothèse de WOOD (1949) selon laquelle cet élément

serait responsable de la couleur brune du test observée en lumière transmise sur les individus porcelanés récents, n'a pu être vérifiée. Cependant, cette couleur a été interprétée différemment: Pour SOLLAS (1921) elle est due probablement à un phénomène de dispersion. TOWE et CIFELLI (1967) estiment que la matière organique et le magnésium incorporé à la paroi sont ensemble ou individuellement responsables de cette coloration. Toutefois cette couleur brune n'est certainement pas due à la matière organique seule puisque les foraminifères porcelanés décalcifiés ne la possèdent pas.

En définitive, les différents individus examinés ne montrent que de faibles variations dans l'ultrastructure et la composition chimique du test. Les données actuelles ne permettent pas de comprendre le processus de biominéralisation chez les foraminifères porcelanés.

Dans ce processus seuls quelques éléments sont connus:

- La partie organique du test se forme avant la partie inorganique et possède déjà la morphologie du test minéralisé.
- La minéralisation a lieu dans la partie organique du test et se traduit, chez les individus examinés, par l'élaboration de cristaux aciculaires répartis de façon très homogène dans l'ensemble de la paroi.
- Cette paroi n'est pas subdivisée en fines lamelles.
- Le magnésium est toujours présent.
- Le fer est souvent présent à l'état de trace.
- Lorsqu'il y a une orientation optique des cristaux, cette orientation est liée à la morphologie générale et à l'ornementation du test.

Certains éléments de la minéralisation ne sont pas vérifiés:

- Le rôle du fer en tant qu'agent de tannage.
- Le rôle de la dispersion optique dans la couleur brune ambrée, observée en lumière transmise.
- Le rôle du magnésium et la forme sous laquelle il se trouve.

Les éléments suivants ne sont pas connus:

- Le mécanisme permettant la mobilisation des ions Ca^{++} et CO_3^{--} .
- La manière dont se forment les cristaux aciculaires de calcite dans la matière organique du test.
- La nature chimique de cette matrice.

L'observation de la paroi à différents stades de la minéralisation ainsi que des relations entre la matrice organique et le protoplasme doit permettre d'expliquer certains mécanismes de cette minéralisation. Une telle étude à l'aide de méthodes physico-chimiques, est entreprise par M. C.A. BAUD et l'auteur.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES:

- ARNOLD, Z.M., 1964. Biological observations on the foraminifer Spiroloculina hyalina (SCHULZE). - Zoology, Vol. 72, p. 80, Université of California, Berkeley and Los Angeles.
- BOYDE, A., 1968. Height measurements from stereo-pair scanning electron micrographs. - In: Beiträge zur elektronenmikroskopischen direktabbildung von oberflächen, Vol. 1, pp. 97-105, Verlag R.A. REMY, Münster.
- BRAIN, E.B., 1966. The preparation of decalcified sections. - Ch. THOMAS publishing, Springfield.
- GOLAND, P. et M. ENGEL, 1963. Fixation of cells and tissues by chloro-s-triazines. - Jour. Histochem. Cytochem., Vol. II, pp. 751-762, Baltimore.
- HÖHLING, H.J., 1970. Vorstadien und Frühstadien der Hartgewebsbildung aus Kristallographischer und makromolekularer sicht. - Symposium International sur la biominéralisation, Mayence.
- MATHEJA, J. et E.T. DEGENS, 1968. Molekulare entwicklung Mineralisationsfähiger organischer Matrizen. - N. Jb. Geol. Pal. Mh., Vol. 4, pp. 215-229, Stuttgart.
- OLIVIER, R., J.M. VERY et P. VUAGNAT, 1970. Analyse statistique de micrographies digitalisées, appliquée aux paires de foraminifères porcelanés actuels. - Symposium International sur la Biominéralisation, Mayence.
- PFEFFERKORN, G. et R. BLASCHKE, 1968. Der Informationsgehalt rasterelektronenmikroskopischer aufnahmen. - In: Beiträge zur Elektronenmikroskopischen direktabbildung von oberflächen, Vol. 1, pp. 1-26, Verlag R.A. REMY, Münster.
- PFEFFERKORN, G., H. DESLER et R. BLASCHKE, 1968. Probleme der Staubpräparation für die Raster-Elektronenmikroskopie. - In: Beiträge zur elektronenmikroskopischen direktabbildung von oberflächen, Vol. 1, pp. 165-175, Verlag, R.A. REMY, Münster.
- SOLLAS, W.J., 1921. On Saccamina carteri BRADY, and the minute structure of the foraminiferal shell. - Geol. Soc. Quart. Jour., Vol. 77, pt. 3, pp. 193-212, Londres.

- TOWE, K.M., 1970. Invertebrate shell structure and the organic matrix concept. - Symposium International sur la Biominéralisation, Mayence.
- TOWE, K.M. et R. CIFELLI, 1967. Wall structure in the calcareous foraminifera: Crystallographic aspects and a model of calcification. - Jour. of Paleontology, Vol. 41, N°3, pp. 742-762, Menasha.
- VERY, J.M., 1970. Présence de diatomées dans la membrane organique des tests de foraminifères porcelanés actuels. - C.R. des Scéances, S.P.H.N., NS, Vol. 5, Fasc. 1, pp. 25-36, Genève.
- VERY, J.M. et P. BRÖNNIMANN, 1969. Des diatomées épiphytes sur des foraminifères porcelanés actuels. - C.R. des Scéances, S.P.H.N., NS, Vol. 3, Fasc. 3, pp. 122-132, Genève.
- WOOD, A., 1949. The structure of the wall of the test in the foraminifera, its value in classification. - Geol. Soc. Quart. Jour., Vol. CIV, pp. 229-255, Londres.

